

Предельное поведение пространственно распределенных репликаторных систем

А. С. Братусь^{1,2}, А. С. Новожилов³, В. П. Посвянский¹

¹*Прикладная Математика–1, Московский Государственный Университет
Путей Сообщения, Москва 127994, Россия*

²*Факультет Вычислительной Математики и Кибернетики,
Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова,
Москва 119992, Россия*

³*Отделение Математики, Государственный Университет Северной Дакоты,
Фарго, Северная Дакота, 58108, США*

Аннотация

Исследуется вопрос биологической стабильности распределенной репликаторной системы типа реакция–диффузия. Найдены достаточные условия биологической стабильности, и доказано, что учет пространственной неоднородности влечет биологическую стабильность системы в некоторых случаях, когда нераспределенная (локальная) система не является биологически стабильной. Аналитические результаты иллюстрируются численными примерами.

1 Мотивация

Цель данной работы — представить достаточные условия *биологической стабильности* для некоторого класса уравнений в частных производных, заданных на интегральном симплексе.

Дифференциальные уравнения — один из наиболее распространенных математических аппаратов, использующихся в математической биологии для описания тех или иных биологических систем (см., например, книгу [1] и ссылки в ней). Например, одна из самых хорошо изученных систем обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ) в биоматематике имеет вид

$$\dot{w}_i = w_i(f_i(\mathbf{w}) - f^l(\mathbf{w})), \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.1)$$

и называется *репликаторным уравнением* [12, 13]. Здесь $\mathbf{w} = (w_1(t), \dots, w_n(t))$ — вектор переменных, которые мы будем называть макромолекулами; таким образом, w_i — это относительная концентрация i -го типа макромолекул. Макромолекулы взаимодействуют друг с другом, и эти взаимодействия задают *приспособленности* $f_i(\mathbf{w})$ для каждого i . Выражение $f^l(\mathbf{w})$ не зависит от индекса i и необходимо, чтобы $\sum_{i=1}^n w_i = \text{const}$ для любого момента времени t . Отметим, что часто $f_i(\mathbf{w}) = \sum_{j=1}^n a_{ij}w_j$, и взаимодействия макромолекул задаются *матрицей взаимодействий* $\mathbf{A} = (a_{ij})_{n \times n}$.

Наряду с (1.1) также часто рассматриваются так называемые системы (популяционной динамики) Колмогорова:

$$\dot{W}_i = W_i f_i(\mathbf{W}), \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.2)$$

где $\mathbf{W} = (W_1(t), \dots, W_n(t))$ — вектор абсолютных численностей взаимодействующих популяций, а $f_i(\mathbf{W})$ — снова приспособленности (интенсивность рождаемости минус интенсивность смертности). Формально, системы (1.1) и (1.2) эквивалентны, если предположить, что все f_i — однородные функции одной степени, и переход от (1.2) к (1.1) осуществляется рассмотрением уравнений для относительных численностей $w_i = W_i / \sum_{j=1}^n W_j$. Разумеется, необходимо также предположить, что $\sum_{j=1}^n W_j$ не стремится к нулю. Отметим, что $f^l(\mathbf{w}) = \sum_{i=1}^n w_i f_i(\mathbf{w})$.

Одно из центральных понятий теории дифференциальных уравнений — понятие устойчивости, для которого существует множество (неэквивалентных) математических определений, самое распространенное из которых — устойчивость по Ляпунову. Устойчивость по Ляпунову, однако, часто слишком ограничительна для анализа математических моделей вида (1.1) или (1.2), так как с биологической точки зрения устойчивость системы наиболее часто означает ее неограниченное существование как целого, а не выход на какой-то один определенный динамический режим [14]. Таким образом, необходимо точное понятие устойчивости для моделей типа (1.1) и (1.2), которое бы формализовало тот факт, что при $t \in [0, \infty)$ ни одна из компонент векторов \mathbf{w} и \mathbf{W} не приближается опасно близко к нулю, и ни одна компонента вектора \mathbf{W} не стремится к бесконечности. Такое определение — обобщение математического понятия устойчивости по Лагранжу. В книге [2] данный тип устойчивости назван *экологической стабильностью* (в [1] используется термин *экологическая устойчивость*). В англоязычной литературе существует два (эквивалентных) определения данной устойчивости: *перманентность* (“permanence”, введено в [16]) и *персистентность* (“persistence”, введено в [10], в современной литературе это понятие превратилось в “weak persistence”). Поскольку системы вида (1.1) или (1.2) моделируют многие процессы за рамками того, что формально описывается *экологическими* взаимодействиями, в данном тексте мы будем использовать термин *биологическая стабильность* (точное определение см. в следующем пункте).

В области математического моделирования биологических систем существует следующее неформальное наблюдение: введение явной пространственной неоднородности в модель часто приводит к увеличению той области пространства параметров задачи, в которой система биологически стабильна [8]. Более того, часто введение пространства в модель влечет биологическую стабильность полученной системы, не смотря на отсутствие биологической стабильности в нераспределенной системе.

Для задачи (1.2) учет пространственной неоднородности прост. Пусть теперь $\mathbf{W} = (W_1(\mathbf{x}, t), \dots, W_n(\mathbf{x}, t))$, где $\mathbf{x} \in \Omega \subseteq \mathbf{R}^m$, где m может принимать значения 1, 2 или 3 в зависимости от размерности моделируемого пространства. Тогда динамика плотностей взаимодействующих популяций в области Ω описывается системой типа реакция–диффузия

$$\partial_t W_i = W_i f_i(\mathbf{W}) + d_i \Delta W_i, \quad i = 1, \dots, k, \quad (1.3)$$

где Δ — оператор Лапласа, а $d_i \geq 0$ — коэффициенты диффузии. Необходимо также задать начальные и граничные условия.

Аналогичный подход невозможен для системы (1.1), если не предполагать равенства всех d_i [11, 15, 18, 19]. В работах [4, 5, 6] рассматривался следующий распределенный аналог задачи (1.1), в случае когда $f_i(\mathbf{v}) = \sum_{j=1}^n a_{ij}v_j$:

$$\partial_t v_i = v_i(f_i(\mathbf{v}) - f_1^s(\mathbf{v})) + d_i \Delta v_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.4)$$

где

$$f_1^s(\mathbf{v}) = \int_{\Omega} \langle \mathbf{A}\mathbf{v}, \mathbf{v} \rangle d\mathbf{x}, \quad \langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle = \sum_{i=1}^n v_i w_i.$$

Один из важных выводов для задачи (1.4), который получен в процитированных выше работах, заключается в том, что таким образом введенная пространственная структура в репликаторное уравнение не приводит к большей биологической стабильности системы. Для одних и тех же компонент матрицы взаимодействий \mathbf{A} те характеристики систем (1.1) и (1.4), которые определяют биологическую стабильность, совпадают.

Подход, приводящий к системе (1.4), не является единственно возможным (другие подходы обсуждаются и сравниваются в [15]), и в [7] была предложена другая репликаторная система с пространственной структурой (см. ниже уравнение (2.1)). Численные эксперименты, представленные в [7], показали, что для этой системы упомянутый выше неформальный вывод верен: введение пространственных переменных влечет в некоторых случаях биологическую стабильность системы, нестабильную в нераспределенном случае. В данной работе мы приводим доказательство данного факта и иллюстрируем его примерами.

2 Постановка задачи

Пусть Ω — ограниченная область в \mathbf{R}^m , где m равно 1, 2, или 3, с кусочно-гладкой границей Γ , $\mathbf{A} = (a_{ij})_{n \times n}$ — заданная действительная матрица, $\mathbf{v} = \mathbf{v}(\mathbf{x}, t) = (v_1(\mathbf{x}, t), \dots, v_n(\mathbf{x}, t))$ — вектор-функция, $\mathbf{x} \in \Omega$, $t \geq 0$. Введем обозначения

$$\begin{aligned} (\mathbf{A}\mathbf{v})_k &= \sum_{j=1}^n a_{kj}v_j(\mathbf{x}, t), \quad k = 1, \dots, n, \\ \langle \mathbf{A}\mathbf{v}, \mathbf{v} \rangle &= \sum_{j=1}^n (\mathbf{A}\mathbf{v})_j v_j(\mathbf{x}, t) = \sum_{j,k=1}^n a_{kj}v_k(\mathbf{x}, t)v_j(\mathbf{x}, t). \end{aligned}$$

Рассмотрим начально-краевую задачу для следующей системы ($d_k > 0$, $k = 1, \dots, n$ — параметры)

$$\partial_t v_k = v_k \left((\mathbf{A}\mathbf{v})_k - f^s(\mathbf{v}) + d_k \Delta v_k \right), \quad k = 1, \dots, n, \quad (2.1)$$

с начальными и краевыми условиями

$$v_k(\mathbf{x}, 0) = \varphi_k(\mathbf{x}), \quad \frac{\partial v_k(\mathbf{x}, t)}{\partial \nu} \Big|_{\mathbf{x} \in \Gamma} = 0, \quad k = 1, \dots, n, \quad (2.2)$$

где ν — внешняя нормаль к Γ . В системе (2.1)

$$f^s(\mathbf{v}) = \int_{\Omega} \left(\langle \mathbf{A}\mathbf{v}, \mathbf{v} \rangle - \sum_{k=1}^n d_k \|\nabla v_k\|^2 \right) d\mathbf{x}. \quad (2.3)$$

Отметим, что система (2.1)–(2.3) не является системой уравнений в частных производных в общепринятом смысле, так как $f^s(\mathbf{v})$ является функционалом над решениями задачи (2.1)–(2.2).

Из (2.1)–(2.3) следует, что

$$\frac{\partial}{\partial t} \left(\sum_{k=1}^n \int_{\Omega} v_k(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x} \right) = 0,$$

что означает

$$\sum_{k=1}^n \int_{\Omega} v_k(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x} = \text{const} \quad (2.4)$$

для любого $t \geq 0$, где константа может быть выбрана произвольно и, например, взята равной единице. То есть интегральный симплекс решений (см. ниже) задачи (2.1)–(2.4) инвариантен.

Задача (2.1)–(2.2) является распределенным репликаторным уравнением типа реакция–диффузия и описывает, например, популяционную динамику сообщества самовоспроизводящихся макромолекул. Тогда $v_k(\mathbf{x}, t)$ — относительная плотность макромолекул k -го типа по отношению к суммарной численности всего сообщества макромолекул в области Ω в момент времени t . Функционал $f^s(\mathbf{v})$ в такой интерпретации называется средней приспособленностью популяции, а выражение $(\mathbf{A}\mathbf{v})_k$ — приспособленностью k -го вида макромолекул в точке $\mathbf{x} \in \Omega$ в момент времени t .

Из физического смысла задачи следует, что решение системы (2.1)–(2.3) следует искать среди множества неотрицательных функций $v_k(\mathbf{x}, t) \geq 0$, $\mathbf{x} \in \Omega$, $t \geq 0$, $k = 1, \dots, n$.

Далее будем полагать, что функции $v_k(\mathbf{x}, t) \geq 0$, $\mathbf{x} \in \Omega$, $t \geq 0$, $k = 1, \dots, n$ являются гладкими по переменной t и вместе со своими производными по переменной t принадлежат пространству Соболева $W^{1,2}$, если $m = 1$, и пространству $W^{2,2}$, если $m = 2, 3$, для каждого фиксированного значения $t > 0$. Здесь $W^{s,2}$ — пространство функций интегрируемых с квадратом в Ω вместе со своими (слабыми) производными до порядка s . Отметим, что из теорем вложения (например, [9]) следует, что такие функции совпадают с непрерывными функциями почти всюду в Ω .

Обозначим $\Omega_t = \Omega \times [0, \infty)$ и рассмотрим пространство функций $B(\Omega_t)$ с нормой

$$\|z(\mathbf{x}, t)\|_{B(\Omega_t)} = \max_{t \geq 0} \{ \|z(\mathbf{x}, t)\|_{W^{s,2}} + \|\partial_t z(\mathbf{x}, t)\|_{W^{s,2}} \}, \quad s = 1, 2.$$

Через $S_n(\Omega_t)$ обозначим множество неотрицательных функций $\mathbf{v}(\mathbf{x}, t) = (v_1(\mathbf{x}, t), \dots, v_n(\mathbf{x}, t))$ таких, что $v_k(\mathbf{x}, t) \in B(\Omega_t)$ для всех k , и выполняется условие (2.4) с постоянной равной единице:

$$\sum_{k=1}^n \int_{\Omega} v_k(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x} = 1. \quad (2.5)$$

Множество $S_n(\Omega_t)$ — интегральный симплекс в пространстве вектор-функций, каждая компонента которых принадлежит $B(\Omega_t)$.

Граничными элементами (обозначение $\text{bd } S_n(\Omega_t)$) интегрального симплекса $S_n(\Omega_t)$ назовем множество вектор-функций $\mathbf{v}(\mathbf{x}, t) = (v_1(\mathbf{x}, t), \dots, v_n(\mathbf{x}, t))$ таких, что для непустого

множества индексов $K_0 \subset \{1, \dots, n\}$

$$\bar{v}_k(t) = \int_{\Omega} v_k(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x} = 0, \quad k \in K_0,$$

и $\bar{v}_k(t) > 0$, $k \notin K_0$, $t \geq 0$. В силу инвариантности симплекса

$$\sum_{k \notin K_0} \bar{v}_k(t) = 1. \quad (2.6)$$

Соответственно, внутренними элементами интегрального симплекса $S_n(\Omega_t)$ (обозначение $\text{int } S_n(\Omega_t)$) будем называть такие вектор-функции $\mathbf{v}(\mathbf{x}, t) \in S_n(\Omega_t)$, для компонент которых

$$\bar{v}_k(t) = \int_{\Omega} v_k(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x} > 0, \quad k = 1, \dots, n, \quad t \geq 0.$$

Далее, не умаляя общности, считаем, что мера области Ω равна единице, т.е., $|\Omega| = 1$.

Замечание 2.1. Так как неотрицательные функции $v_k(\mathbf{x}, t) \in W^{s,2}$, $k = 1, \dots, n$ для $s = 1$ или $s = 2$ при каждом $t \geq 0$, то из теоремы вложения следует, что они совпадают почти всюду с непрерывными функциями. Следовательно, учитывая неотрицательность функций, можно заключить, что если среднее интегральное значение $\bar{v}_k(t) = 0$, то $v_k(\mathbf{x}, t) = 0$ почти всюду в Ω . Таким образом, множество $\text{bd } S_n(\Omega_t)$ состоит из вектор-функций, для которых

$$v_k(\mathbf{x}, t) = 0, \quad k \in K_0,$$

и выполняется равенство (2.6).

Решение задачи (2.1)–(2.3) будем понимать в слабом смысле. Вектор-функция $\mathbf{v}(\mathbf{x}, t) \in S_n(\Omega_t)$ является слабым решением, если выполняется интегральное тождество

$$\begin{aligned} \int_0^\infty \int_{\Omega} \partial_t v_k(\mathbf{x}, t) \eta(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x} dt &= \int_0^\infty \int_{\Omega} v_k(\mathbf{x}, t) \left((\mathbf{A}\mathbf{v})_k - f^s(\mathbf{v}) \right) \eta(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x} dt \\ &\quad - d_k \int_0^\infty \int_{\Omega} \langle \nabla v_k(\mathbf{x}, t), \nabla \eta(\mathbf{x}, t) \rangle d\mathbf{x} dt, \end{aligned}$$

для любой функции $\eta(\mathbf{x}, t)$, которая при $\mathbf{x} \in \Omega$ дифференцируема по t и имеет компактный носитель при любом фиксированном $t \in [0, \infty)$, и при любом $t \geq 0$ принадлежит пространству $W^{s,2}(\Omega)$ для $s = 1$ или $s = 2$.

Наряду с системой (2.1)–(2.3) рассмотрим систему обыкновенных дифференциальных уравнений, которая формально получается из исходной задачи в пределе $d_k \rightarrow 0$:

$$\dot{w}_k = w_k \left((\mathbf{A}\mathbf{w})_k - f^l(\mathbf{w}) \right), \quad k = 1, \dots, n, \quad (2.7)$$

с начальными условиями

$$w_k(0) = w_k^0, \quad k = 1, \dots, n.$$

Здесь

$$f^l(\mathbf{w}) = \langle \mathbf{A}\mathbf{w}, \mathbf{w} \rangle = \sum_{i,j=1}^n a_{ij} w_i w_j.$$

Система (2.7) рассматривается на множестве неотрицательных гладких вектор-функций $\mathbf{w} = \mathbf{w}(t) = (w_1(t), \dots, w_n(t))$, принадлежащих для каждого момента времени симплексу S_n , т. е.,

$$\sum_{k=1}^n w_k(t) = 1, \quad w_k(t) \geq 0, \quad k = 1, \dots, n. \quad (2.8)$$

Аналогично интегральному симплексу определяются граничное множество $\text{bd } S_n$ (существует по крайней мере один такой индекс k , что $w_k(t) = 0$) и внутреннее множество $\text{int } S_n$ (для всех индексов $k = 1, \dots, n$, $w_k(t) > 0$ для любого t). В силу структуры системы (2.8) множества $\text{bd } S_n$ и $\text{int } S_n$ инвариантны.

Замечание 2.2. Любому элементу $\mathbf{v}(\mathbf{x}, t) \in S_n(\Omega_t)$ можно сопоставить элемент $\mathbf{w}(t) \in S_n$, положив $\mathbf{w}(t) = \bar{\mathbf{v}}(t)$, где, как и далее по тексту, черта обозначает среднее интегральное значение по Ω :

$$\bar{v}_k(t) = \int_{\Omega} v_k(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x}, \quad k = 1, \dots, n, \quad t \geq 0.$$

Введем следующее

Определение 2.3. Система (2.1)–(2.3) называется биологически стабильной, если существуют такие $\varepsilon_0 > 0$ и $\delta_0 > 0$, что для всех компонент решения $\mathbf{v}(\mathbf{x}, t) \in S_n(\Omega_t)$ системы (2.1)–(2.3) выполняется

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} \|v_k(\mathbf{x}, t)\| \geq \varepsilon_0 > 0, \quad k = 1, \dots, n,$$

при условии, что начальные условия (2.2) удовлетворяют условию

$$\|\varphi_k(\mathbf{x})\| \geq \delta_0 > 0.$$

Краткое обсуждение мотивации данного определения приведено в первом пункте. Здесь и далее $\|\cdot\|$ означает норму в $L^2(\Omega)$. Очевидным образом определение 2.3 переформулируется на случай нераспределенной задачи (2.7).

Ряд необходимых и достаточных условий биологической стабильности системы (2.7) приведен в [12]. Наиболее интересное для нас условие заключается в проверке неравенства

$$\langle \mathbf{A}\mathbf{w}, \mathbf{p} \rangle - \langle \mathbf{A}\mathbf{w}, \mathbf{w} \rangle > 0 \quad (2.9)$$

для любых положений равновесия $\mathbf{w} \in \text{bd } S_n$. Здесь \mathbf{p} — некоторый фиксированный элемент из $\text{int } S_n$, т. е.,

$$\sum_{k=1}^n p_k = 1, \quad p_k > 0, \quad k = 1, \dots, n.$$

По аналогии с (2.9) в [7] было получено достаточное условие биологической стабильности для распределенной системы (2.1)–(2.3). Оно заключается в проверке условия (2.9) на любых элементах $\mathbf{w} \in \text{bd } S_n$. При этом должно выполняться условие на величины параметров d_k :

$$\lambda_1 d_{\min} > \mu, \quad (2.10)$$

где $d_{\min} = \min_k \{d_k\}$, μ — спектральный радиус матрицы \mathbf{A} , λ_1 — первое ненулевое собственное значение краевой задачи

$$-\Delta\psi(\mathbf{x}) = \lambda\psi(\mathbf{x}), \quad \mathbf{x} \in \Omega, \quad \left. \frac{\partial\psi}{\partial\nu} \right|_{\mathbf{x} \in \Gamma} = 0. \quad (2.11)$$

В [7] доказано, что если выполняется условие (2.10), то все положения равновесия задачи (2.1)–(2.3) совпадают с положениями равновесия системы (2.7), т. е. являются пространственно однородными. Таким образом, условия (2.9) и (2.10) обеспечивают биологическую стабильность системы только в том случае, когда положения равновесия этой системы пространственно однородны. Или, другими словами, доказанное в [7] достаточное условие биологической стабильности достаточно ограничительно тем, что противоречит в некотором смысле упомянутому в первом пункте неформальному наблюдению о том, что учет явной пространственной структуры часто влечет биологическую стабильность. В частности, если система (2.7) не является биологически стабильной, то и биологическую стабильность системы (2.1)–(2.3) установить не удастся, пользуясь доказанным условием.

В дальнейшем будем рассматривать случай, когда (2.10) не выполняется, и матрица взаимодействий \mathbf{A} имеет по крайней мере одно положительное собственное значение.

Определение 2.4. Будем говорить, что параметр d_k системы (2.1)–(2.3) является μ -резонансным, если существует собственное значение λ_{s_k} задачи (2.11), такое, что

$$d_k = \frac{\mu}{\lambda_{s_k}}, \quad (2.12)$$

где μ — положительные собственные значения матрицы \mathbf{A} .

Остальная часть данной работы посвящена доказательству следующего факта: наличие μ -резонансных параметров d_k для некоторых k может означать биологическую стабильность системы (2.1)–(2.3) тогда, когда соответствующая нераспределенная система (2.7) не является биологически стабильной.

3 Существование пространственно неоднородных решений

В этом пункте мы докажем, что если существуют резонансные параметры d_k , удовлетворяющие (2.12), то у системы (2.1)–(2.3) существуют пространственно неоднородные стационарные решения.

Для дальнейшего рассмотрим неравенство Пуанкаре в следующей форме (например, [3]):

$$R_0 \int_{\Omega} u^2(\mathbf{x}) \, d\mathbf{x} \leq \int_{\Omega} |\nabla u(\mathbf{x})|^2 \, d\mathbf{x} + R_1 \left(\int_{\Omega} u(\mathbf{x}) \, d\mathbf{x} \right)^2,$$

которое выполняется для всех $u(\mathbf{x}) \in W^{s,2}$, где $s = 1$ или $s = 2$. Здесь $|\mathbf{v}|^2 = \langle \mathbf{v}, \mathbf{v} \rangle$, R_0, R_1 — положительные постоянные, которые зависят от геометрии области Ω , но не зависят от $u(\mathbf{x})$. В частном случае, когда

$$\int_{\Omega} u(\mathbf{x}) \, d\mathbf{x} = 0, \quad (3.1)$$

неравенство принимает вид

$$R_0 \int_{\Omega} u(\mathbf{x}) \, d\mathbf{x} \leq \int_{\Omega} |\nabla u(\mathbf{x})|^2 \, d\mathbf{x}. \quad (3.2)$$

Теорема 3.1. Пусть $\hat{\mathbf{w}} = (\hat{w}_1, \dots, \hat{w}_n)$ — положение равновесия локальной репликаторной системы (2.7), и пусть распределенная репликаторная система имеет μ -резонансные параметры d_k , где μ — положительные собственные значения матрицы \mathbf{A} . Тогда в окрестности положения равновесия $\hat{\mathbf{w}}$ существуют пространственно неоднородные решения системы (2.1)–(2.3).

Доказательство. Рассмотрим решения системы (2.1), (2.2) с начальными условиями вида

$$v_k(\mathbf{x}, 0) = \varphi_k(\mathbf{x}) + \varepsilon \xi_k(\mathbf{x}), \quad \varepsilon > 0, \quad (3.3)$$

где $\varphi_k(\mathbf{x}), \xi_k(\mathbf{x}) \in W^{s,2}$, $s = 1, 2$, $k = 1, \dots, n$. Функции $\varphi_k(\mathbf{x})$ и $\xi_k(\mathbf{x})$ выбираем таким образом, чтобы

$$\int_{\Omega} \varphi_k(\mathbf{x}) \, d\mathbf{x} = \hat{w}_k, \quad \int_{\Omega} \xi_k(\mathbf{x}) \, d\mathbf{x} = 0, \quad k = 1, \dots, n.$$

Будем искать решение системы (2.1), (2.2) в виде

$$v_k(\mathbf{x}, t) = \hat{w}_k + \varepsilon (c_0^k(t) + V_k(\mathbf{x}, t)) + \varepsilon^2 g_k(\mathbf{x}, t), \quad k = 1, \dots, n, \quad (3.4)$$

где $g_k(\mathbf{x}, t) \in B(\Omega_t)$, $g_k(\mathbf{x}, 0) = 0$, $k = 1, \dots, n$.

Возможность представления решения в форме (3.4) следует из полноты системы собственных функций $\psi_0(\mathbf{x}) = 1$, $\{\psi_i(\mathbf{x})\}_{i=1}^{\infty}$ задачи (2.11) в пространстве $W^{s,2}$, $s = 1, 2$. В этом случае,

$$\int_{\Omega} v_k(\mathbf{x}, t) \psi_0(\mathbf{x}) \, d\mathbf{x} = \hat{w}_k + \varepsilon c_0^k(t),$$

и

$$V_k(\mathbf{x}, t) = \sum_{i=1}^{\infty} c_i^k \psi_i(\mathbf{x}), \quad k = 1, \dots, n.$$

Так как для \hat{w}_k выполняется (2.8), то из (2.5) следует, что

$$\sum_{k=1}^n c_0^k(t) = 0. \quad (3.5)$$

Мы также использовали свойство ортонормальности системы $\{\psi_i(\mathbf{x})\}_{i=0}^{\infty}$. Из этого свойства следует, что

$$\int_{\Omega} V_k(\mathbf{x}, t) \, d\mathbf{x} = 0. \quad (3.6)$$

Подставим разложение (3.4) в систему (2.1) и проинтегрируем результат по области Ω , учитывая при этом лишь члены порядка ε . Получим

$$\dot{c}_0^k(t) = \hat{w}_k \left((\mathbf{A} \mathbf{c}_0(t))_k - \langle \mathbf{A}^{\top} \hat{\mathbf{w}}, \mathbf{c}_0(t) \rangle - \langle \mathbf{A} \hat{\mathbf{w}}, \mathbf{c}_0(t) \rangle \right) + c_0^k(t) \left((\mathbf{A} \hat{\mathbf{w}})_k - \langle \mathbf{A} \hat{\mathbf{w}}, \hat{\mathbf{w}} \rangle \right). \quad (3.7)$$

Так как $\hat{\mathbf{w}}$ — положение равновесия системы (2.7), то

$$(\mathbf{A}\hat{\mathbf{w}})_k = \langle \mathbf{A}\hat{\mathbf{w}}, \hat{\mathbf{w}} \rangle = \hat{f}^l.$$

С другой стороны, в силу равенства (3.5),

$$\langle \mathbf{A}\hat{\mathbf{w}}, \mathbf{c}_0(t) \rangle = \sum_{k=1}^n c_0^k(t) (\mathbf{A}\hat{\mathbf{w}})_k = \hat{f}^l \sum_{k=1}^n c_0^k(t) = 0.$$

Поэтому система (3.7) принимает вид

$$\dot{c}_0^k(t) = \hat{w}_k \left((\mathbf{A}\mathbf{c}_0(t))_k - \langle \mathbf{A}^\top \hat{\mathbf{w}}, \mathbf{c}_0(t) \rangle \right), \quad k = 1, \dots, n. \quad (3.8)$$

Матрица Якоби этой системы совпадает с матрицей Якоби системы (2.7), вычисленной в $\hat{\mathbf{w}}$. Если $\hat{\mathbf{w}}$ — асимптотически устойчива, то

$$\lim_{t \rightarrow \infty} c_0^k(t) = 0.$$

В любом случае, начальные данные этой системы должны удовлетворять условию (3.5). Следовательно, не умаляя общности, можно положить

$$c_0^k(0) = 0, \quad k = 1, \dots, n.$$

Тогда система (3.8) имеет единственное решение $\mathbf{c}_0(t) \equiv 0$.

Если же при подстановке решений в виде (3.4) в систему (2.1) умножить полученный результат скалярно в $L^2(\Omega)$ на собственные функции $\psi_1(\mathbf{x}), \psi_2(\mathbf{x}), \dots$ и учесть условия ортонормальности, то линейные по параметру ε члены образуют систему уравнений относительно $\mathbf{c}_i(t) = (c_i^1(t), \dots, c_i^n(t))$

$$\dot{\mathbf{c}}_i(t) = \hat{\mathbf{W}}(\mathbf{A} - \lambda_i \mathbf{D})\mathbf{c}_i(t), \quad i = 1, 2, \dots, \quad (3.9)$$

где $\hat{\mathbf{W}} = \text{diag}(\hat{w}_1, \dots, \hat{w}_n)$, $\mathbf{D} = \text{diag}(d_1, \dots, d_n)$. Из (3.3) следует, что начальные условия для этой системы определяются равенствами

$$c_i^k(0) = \int_{\Omega} \xi_k(\mathbf{x}) \psi_i(\mathbf{x}) d\mathbf{x}, \quad i = 1, 2, \dots, \quad k = 1, \dots, n.$$

По условию теоремы система (2.1) обладает μ -резонансными параметрами d_k . Пусть, например, d_1 является μ -резонансным, причем

$$d_1 = \frac{\mu}{\lambda_1},$$

где λ_1 — первое ненулевое собственное значение задачи (2.11). Тогда матрица задачи (3.9) имеет нулевое собственное значение, т.е., система (3.9) обладает нетривиальным решением $\hat{\mathbf{c}}_1 = (\hat{c}_1^1, \dots, \hat{c}_1^n)$, где все \hat{c}_1^k константы и не зависят от t .

Воспользуемся неравенством (3.2) в случае $u(\mathbf{x}) = V_1(\mathbf{x}, t)$, так как условие (3.1) выполнено в силу (3.6):

$$\|\nabla v_1(\mathbf{x}, t)\| = \varepsilon \|\nabla V_1(\mathbf{x}, t)\| + o(\varepsilon) \geq R_0 \varepsilon \|V_1(\mathbf{x}, t)\| + o(\varepsilon) = R_0 \varepsilon \sum_{k=1}^n (\hat{c}_1^k)^2 + o(\varepsilon) \geq R_0 \varepsilon \delta_0^2 + o(\varepsilon),$$

что означает, что

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|\nabla v_1(\mathbf{x}, t)\| \geq \varepsilon R_0 \delta_0^2 + o(\varepsilon) > 0,$$

т. е., что для любых $t > 0$ существует пространственно неоднородное стационарное решение исходной системы. \blacksquare

Замечание 3.2. Результат теоремы 3.1 распространяется на случай, когда положение равновесия $\hat{\mathbf{w}} \in \text{bd } S_n$. Пусть, например, $\hat{w}_k > 0$, $k = 1, \dots, r$ и $\hat{w}_k = 0$, $k = r + 1, \dots, n$. Обозначим через $\hat{\mathbf{A}}$ матрицу, которая получается из \mathbf{A} вычеркиванием последних $n - r$ строк и столбцов. Если соответствующая репликаторная система (2.1) имеет $\hat{\mu}$ -резонансные параметры, где $\hat{\mu}$ — положительное собственное значение матрицы $\hat{\mathbf{A}}$, то в окрестности положения равновесия $\hat{\mathbf{w}} \in S_n$ в пространстве $B(\Omega_t)$ существуют пространственно неоднородные решения системы (2.1)–(2.3). Доказательство этого утверждения повторяет аргументы доказательства теоремы 3.1.

Замечание 3.3. Существенно подчеркнуть, что условия теоремы 3.1 достаточны для существования пространственно неоднородных стационарных решений, но не необходимы, что демонстрируется в следующем примере.

Пример 3.4. В качестве примера рассмотрим так называемую автокаталитическую распределенную репликаторную систему в случае $\Omega = [0, 1]$:

$$\begin{aligned} \partial_t u_1 &= u_1 \left(a u_1 - f^s(\mathbf{u}) + d_1 \frac{\partial^2 u_1}{\partial x^2} \right), \quad a > 1, \\ \partial_t u_2 &= u_2 \left(u_2 - f^s(\mathbf{u}) + d_2 \frac{\partial^2 u_2}{\partial x^2} \right), \\ f^s(\mathbf{u}) &= \int_0^1 \left[a u_1^2 + u_2 - d_1 \left(\frac{\partial u_1}{\partial x} \right)^2 - d_2 \left(\frac{\partial u_2}{\partial x} \right)^2 \right] dx, \\ \int_0^1 (u_1(x, t) + u_2(x, t)) dx &= 1, \end{aligned} \tag{3.10}$$

с граничными условиями

$$\frac{\partial u_i}{\partial x}(0, t) = \frac{\partial u_i}{\partial x}(1, t) = 1, \quad i = 1, 2, \tag{3.11}$$

и начальными условиями

$$u_1(x, 0) = \begin{cases} 1 + \cos 2\pi x, & 0 \leq x < 1/2, \\ 0, & 1/2 \leq x \leq 1, \end{cases} \quad u_2(x, 0) = \begin{cases} 0, & 0 \leq x < 1/2, \\ 1 + \cos 2\pi x, & 1/2 \leq x \leq 1. \end{cases} \tag{3.12}$$

Соответствующая нераспределенная репликаторная система вида (2.7) имеет единственное, в случае $a > 1$, асимптотически устойчивое положение равновесия $\hat{w}_1 = 1, \hat{w}_2 = 0$. Предположим, что система (3.10), (3.11) имеет резонансные параметры. Пусть, например,

$$d_1 = \frac{a}{(2\pi)^2}, \quad d_2 = \frac{1}{(2\pi)^2}, \quad a > 1. \quad (3.13)$$

Также, как и в случае теоремы 3.1, будем искать решение задачи (3.10)–(3.12) в виде

$$u_1(x, t) = \begin{cases} A(t)(1 + \cos 2\pi x), & 0 \leq x < 1/2, \\ 0, & 1/2 \leq x \leq 1, \end{cases} \quad u_2(x, t) = \begin{cases} 0, & 0 \leq x < 1/2, \\ B(t)(1 + \cos 2\pi x), & 1/2 \leq x \leq 1, \end{cases}$$

где $A(0) = B(0) = 1$.

Из интегрального тождества в (3.10) следует, что

$$\frac{1}{2}(A(t) + B(t)) = 1, \quad t \geq 0. \quad (3.14)$$

С учетом равенств (3.13) получим

$$f^s(\mathbf{u}) = \frac{1}{2}(aA^2(t) + B^2(t)).$$

Если с помощью равенства (3.14) исключить функцию $B(t)$, то первое из уравнений (3.10), после интегрирования по x , сведется к автономному уравнению первого порядка для неизвестной $A(t)$:

$$\dot{A} = -\frac{1}{2}A((a+1)A^2 - 2(2+a)A + 4). \quad (3.15)$$

Правая часть этого уравнения имеет три корня $A_1 = 0, A_2 = \frac{2}{a+1}, A_3 = 2$, которые являются положениями равновесия уравнения (3.15). Так как $a > 1$, то $A_2 < A_3$. A_2 является аттрактором, с областью притяжения $0 < A < 2$. В частности, начальное значение $A(0) = 1 > \frac{2}{a+1}$ находится в этой области. Поэтому $\lim_{t \rightarrow \infty} A(t) = 2$ и, соответственно, $B(t) \rightarrow 0$. Таким образом, решение $u_1(x, t)$ является пространственно неоднородным, причем

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|\nabla u_1(x, t)\| = 2\pi^2.$$

Рассмотрим теперь случай, когда вместо равенств (3.13), имеют место следующие неравенства:

$$d_1 < \frac{a}{(2\pi)^2}, \quad d_2 < \frac{1}{(2\pi)^2},$$

и, кроме того,

$$d_1 = \frac{a}{(2\pi)^2} - \delta, \quad d_2 = \frac{1}{(2\pi)^2} - \delta, \quad \delta > 0.$$

Тогда выражение для средней приспособленности примет вид

$$f^s(\mathbf{u}) = a \left(\frac{1}{2} + \frac{\pi^2 \delta}{a} \right) A^2(t) + \left(\frac{1}{2} + \pi^2 \delta \right) B^2(t).$$

В итоге, аналогично (3.15), получим уравнение

$$\dot{A} = -\frac{1}{2}A\left((a+1+2\pi^2\delta)A^2 - (2a+4+10\pi^2\delta)A + 4 - 2\pi^2\delta\right),$$

для которого для достаточно малых δ справедливы те же рассуждения, как и в случае $\delta = 0$. Это означает, что в данном примере возникают пространственно неоднородные решения как для резонансных величин параметров, так и для достаточно близких к ним.

4 Достаточное условие биологической стабильности распределенной репликаторной системы

Введем в рассмотрение следующую матрицу

$$\mathbf{H} = R_0 \mathbf{D} - \mathbf{A},$$

где, напомним, $R_0 > 0$ — постоянная в неравенстве Пуанкаре (3.2), и $\mathbf{D} = \text{diag}(d_1, \dots, d_n)$.

Теорема 4.1. Пусть система (2.1) с неотрицательной матрицей \mathbf{A} имеет μ -резонансные параметры d_k , удовлетворяющие равенству (2.12). Пусть также выполняются условия

$$\langle \mathbf{A}\mathbf{w}, \mathbf{p} \rangle - \langle \mathbf{A}\mathbf{w}, \mathbf{w} \rangle \geq 0, \quad \mathbf{p} \in \text{int } S_n, \quad (4.1)$$

для любых элементов $\mathbf{w} \in \text{bd } S_n$, и

$$\langle \mathbf{H}\mathbf{z}, \mathbf{z} \rangle \geq 0, \quad \mathbf{z} = (z_1, \dots, z_n) \in \mathbf{R}_+^n. \quad (4.2)$$

Тогда распределенная репликаторная система (2.1)–(2.3) биологически стабильна.

Доказательство. Рассмотрим функционал над решениями системы (2.1)–(2.3):

$$F(\mathbf{v}) = \exp\left(\sum_{k=1}^n p_k \overline{\log v_k(\mathbf{x}, t)}\right), \quad \mathbf{p} \in \text{int } S_n,$$

где

$$\overline{\log v_k(\mathbf{x}, t)} = \int_{\Omega} \log v_k(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x}, \quad k = 1, \dots, n.$$

Предположим, что начальные условия (2.3) ненулевые:

$$v_k(\mathbf{x}, 0) = \varphi_k(\mathbf{x}) > 0, \quad \mathbf{x} \in \Omega, \quad k = 1, \dots, n.$$

Тогда

$$F(\mathbf{v})|_{t=0} = F_0 > 0. \quad (4.3)$$

Если существует хотя бы одно решения задачи (2.1)–(2.3) такое, что $v_k(\mathbf{x}, t) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$ для почти всех $\mathbf{x} \in \Omega$, то $F(\mathbf{v}) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$. С другой стороны,

$$\frac{dF}{dt}(\mathbf{v}) = F(\mathbf{v}) \int_{\Omega} (\langle \mathbf{A}\mathbf{v}, \mathbf{p} \rangle - f^s(\mathbf{v})) d\mathbf{x} = F(\mathbf{v}) \int_{\Omega} G(\mathbf{v}) d\mathbf{x}. \quad (4.4)$$

Воспользуемся представлением решения системы (2.1)–(2.3) в форме

$$v_k(\mathbf{x}, t) = \bar{v}_k(t) + V_k(\mathbf{x}, t), \quad k = 1, \dots, n. \quad (4.5)$$

Здесь

$$\bar{v}_k(t) = \int_{\Omega} v_k(\mathbf{x}, t) d\mathbf{x}, \quad V_k(\mathbf{x}, t) = \sum_{i=1}^{\infty} c_i^k(t) \psi_i(\mathbf{x}),$$

где $\psi_i(\mathbf{x})$ — собственные функции задачи (2.11). Подставляя (4.5) в правую часть равенства (4.4), получим

$$G(\mathbf{v}) = \langle \mathbf{A}\bar{\mathbf{v}}, \mathbf{p} \rangle - \langle \mathbf{A}\bar{\mathbf{v}}, \bar{\mathbf{v}} \rangle - \int_{\Omega} \langle \mathbf{A}\mathbf{V}, \mathbf{V} \rangle d\mathbf{x} + \sum_{k=1}^n d_k \int_{\Omega} |\nabla V_k(\mathbf{x}, t)|^2 d\mathbf{x},$$

где также использовалось равенство (3.6). Так как по предположению элементы матрицы \mathbf{A} неотрицательны, то используя неравенство Коши–Буняковского, получим

$$\int_{\Omega} \langle \mathbf{A}\mathbf{V}, \mathbf{V} \rangle d\mathbf{x} \leq \sum_{k,l=1}^n a_{kl} \|V_k\| \|V_l\|.$$

С другой стороны, из неравенства Пуанкаре (3.2) следует, что

$$\int_{\Omega} |\nabla V_k|^2 d\mathbf{x} \geq R_0 \int_{\Omega} V_k^2 d\mathbf{x}.$$

Отсюда,

$$G(\mathbf{v}) \geq \langle \mathbf{A}\bar{\mathbf{v}}, \mathbf{p} \rangle - \langle \mathbf{A}\bar{\mathbf{v}}, \bar{\mathbf{v}} \rangle + \langle \mathbf{H}\mathbf{z}, \mathbf{z} \rangle,$$

где $z_k = \|V_k\|$, $k = 1, \dots, n$.

Если выполняется условие (4.2), то

$$F(\mathbf{v}) \geq F_0 \exp\left(\int_0^t (\langle \mathbf{A}\bar{\mathbf{v}}, \mathbf{p} \rangle - \langle \mathbf{A}\bar{\mathbf{v}}, \bar{\mathbf{v}} \rangle) dt\right), \quad F_0 > 0. \quad (4.6)$$

Используя замечание 2.2, можно отождествить любую функцию $\mathbf{v}(\mathbf{x}, t) \in S_n(\Omega_t)$ с $\mathbf{w}(t) \in S_n$, положив $\mathbf{w}(t) = \bar{\mathbf{v}}(t)$. Если есть хотя бы одна компонента $v_k(\mathbf{x}, t)$ решения задачи (2.1), такая, что $v_k(\mathbf{x}, t) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, то $\bar{v}_k(t) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, следовательно, $F(\mathbf{v}) \rightarrow 0$. С другой стороны, из неравенства (4.6) и условия (4.1) следует, что

$$F(\mathbf{v}) \geq F_0 > 0, \quad t \geq 0,$$

следовательно, $v_k(\mathbf{x}, t)$ не стремятся к нулю, и, следовательно, система биологически стабильна. ■

Следствие 4.2. Пусть

$$\min_{w \in S_n} \{ \langle \mathbf{A}w, \mathbf{p} \rangle - \langle \mathbf{A}w, w \rangle \} = -m < 0, \quad \mathbf{p} \in \text{int } S_n, \quad (4.7)$$

и выполняется условие положительной определенности формы

$$\langle \mathbf{H}z, z \rangle \geq \gamma |z|^2, \quad \gamma > 0, \quad z \in \mathbf{R}_+^n, \quad (4.8)$$

где $|z| = (z_1^2 + \dots + z_n^2)^{1/2}$.

Тогда, при наличии μ -резонансных параметров d_k , и если существует хотя бы одна компонента $V_k(\mathbf{x}, t)$ решения

$$v_k(\mathbf{x}, t) = \bar{v}_k(t) + V_k(\mathbf{x}, t), \quad k = 1, \dots, n,$$

которая удовлетворяет условию

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|V_k\|^2 \geq \frac{m}{\gamma}, \quad (4.9)$$

то система (2.1)–(2.3) биологически стабильна.

Доказательство. Прежде всего отметим, что в рассматриваемом случае достаточные условия биологической стабильности нераспределенной репликаторной системы (2.7) могут не выполняться. Таким образом, речь идет о варианте, когда наличие пространственной структуры влечет биологическую стабильность системы. Отметим также, что теорема 3.1 гарантирует существование пространственно неоднородных решений системы (2.1) в окрестности положений равновесия системы (2.7) в пространстве $B(\Omega_t)$.

Остальное доказательство повторяет аргументы доказательства теоремы 4.1. В рассматриваемом случае в силу (4.7) и (4.8) справедливо неравенство

$$G(\mathbf{v}) \geq -m + \gamma |z|^2, \quad z_k = \|V_k\|, \quad k = 1, \dots, n,$$

и если выполняется условие (4.9), то

$$F(\mathbf{v}) \geq F_0 > 0, \quad t \geq 0.$$

■

5 Примеры

В этом пункте мы иллюстрируем численно общие утверждения теорем 3.1, 4.1 и следствия 4.2 примерами.

Пример 5.1. Рассмотрим распределенную репликаторную систему, заданную на $\Omega = [0, 1]$:

$$\begin{aligned}\partial_t v_1 &= v_1 \left(av_1 + kv_2 - f^s(\mathbf{v}) + d_1 \frac{\partial v_1}{\partial x^2} \right), \\ \partial_t v_2 &= v_2 \left(kv_1 - f^s(\mathbf{v}) + d_1 \frac{\partial v_2}{\partial x^2} \right),\end{aligned}\tag{5.1}$$

с начальными и краевыми условиями

$$v_1(x, 0) = \varphi_1(x), \quad v_2(x, 0) = \varphi_2(x), \quad \frac{\partial v_i}{\partial x}(0, t) = \frac{\partial v_i}{\partial x}(1, t) = 0, \quad i = 1, 2.\tag{5.2}$$

В силу инвариантности интегрального симплекса $S_2(\Omega_t)$ мы также имеем

$$\begin{aligned}\int_0^1 (v_1(x, t) + v_2(x, t)) dx &= 1 \\ f^s(\mathbf{v}) &= \int_0^1 \left(2kv_1v_2 + av_2^2 - d_1 \left(\frac{\partial v_1}{\partial x} \right)^2 - d_2 \left(\frac{\partial v_2}{\partial x} \right)^2 \right) dx.\end{aligned}\tag{5.3}$$

Соответствующая нераспределенная репликаторная система

$$\begin{aligned}\dot{w}_1 &= w_1(aw_1 + kw_2 - f^l(\mathbf{w})), \\ \dot{w}_2 &= w_2(kw_1 - f^l(\mathbf{w})),\end{aligned}\tag{5.4}$$

с условиями

$$w_1(0) = w_1^0, \quad w_2(0) = w_2^0, \quad w_1(t) + w_2(t) = 1, \quad f^l(\mathbf{w}) = 2kw_1w_2 + aw_1^2.\tag{5.5}$$

Если $a > k$, то система (5.4), (5.5) имеет единственное асимптотически устойчивое положение равновесия $\hat{\mathbf{w}} = (1, 0)$ и, следовательно, не является биологически стабильной.

В случае $a = k$ рассмотрим функцию $W = \log w_1(t)$. Тогда

$$\dot{W} = a(1 - w_1^2 - 2w_1w_2) = a(1 - w_1)^2 \geq 0.$$

Следовательно и в этом случае положение равновесия $\hat{\mathbf{w}}$ является омега предельным множеством.

При резонансных параметрах d_k у распределенной системы (5.1) можно ожидать появления пространственно неоднородных стационарных положений равновесия и, как следствие, биологической стабильности системы. Действительно, численные расчеты показывают, что, взяв матрицу взаимодействий в форме

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 1.1 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix},\tag{5.6}$$

и параметры

$$\mathbf{d} = \frac{1}{\pi^2}(1.1, 0.5),$$

то обе популяция взаимодействующих макромолекул сосуществуют (см. рис. 1 и 2).

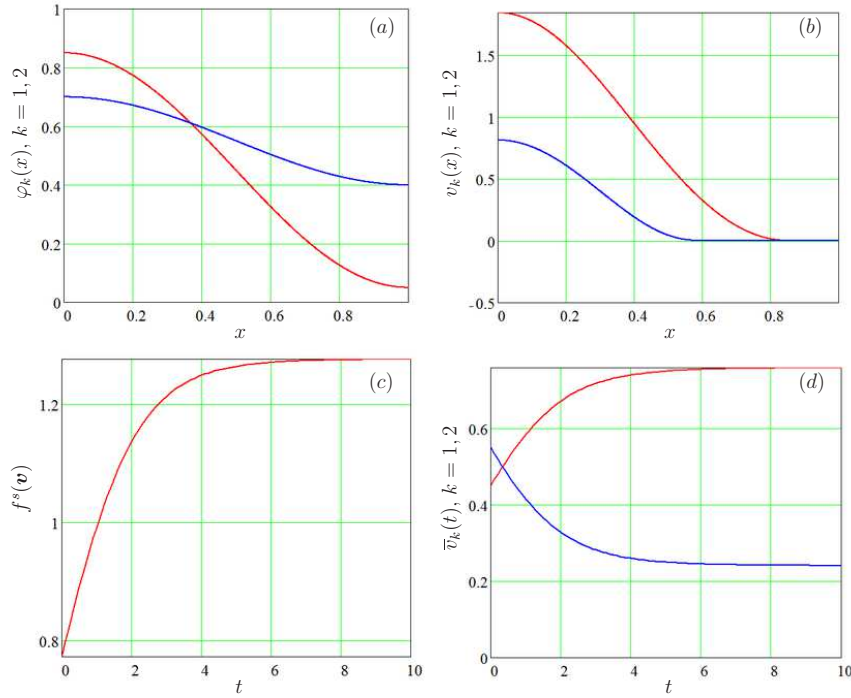


Рис. 1: Решения задачи (2.1) с матрицей взаимодействий (5.6). (a) Начальные условия. (b) Решения в момент времени $t = 10$. (c) Зависимость средней приспособленности от времени. (d) Зависимость от времени средних интегральных выражений $\bar{v}_k(t) = \int_{\Omega} v_k(x, t) dx$. См. также рис. 2, где показаны решения задачи (2.1) на плоскости (x, t)

Характерной особенностью полученных стационарных пространственно-неоднородных решений системы (5.1) (см.) является тот факт, что носитель этих решений не совпадает с интервалом $(0, 1)$. Это явление прослеживается и в других численных примерах, например см. рис. 3 и 4, где расчет выполнялся для матрицы взаимодействий

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 1.1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \end{bmatrix}, \quad (5.7)$$

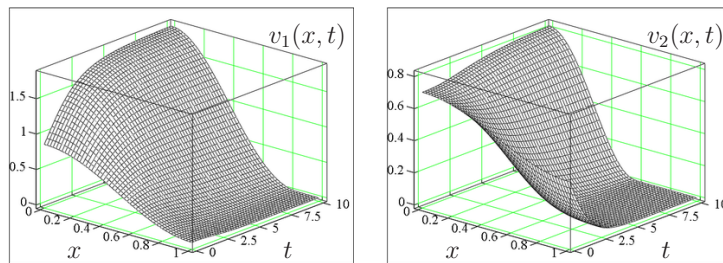


Рис. 2: Решения задачи (2.1) с матрицей взаимодействий (5.6)

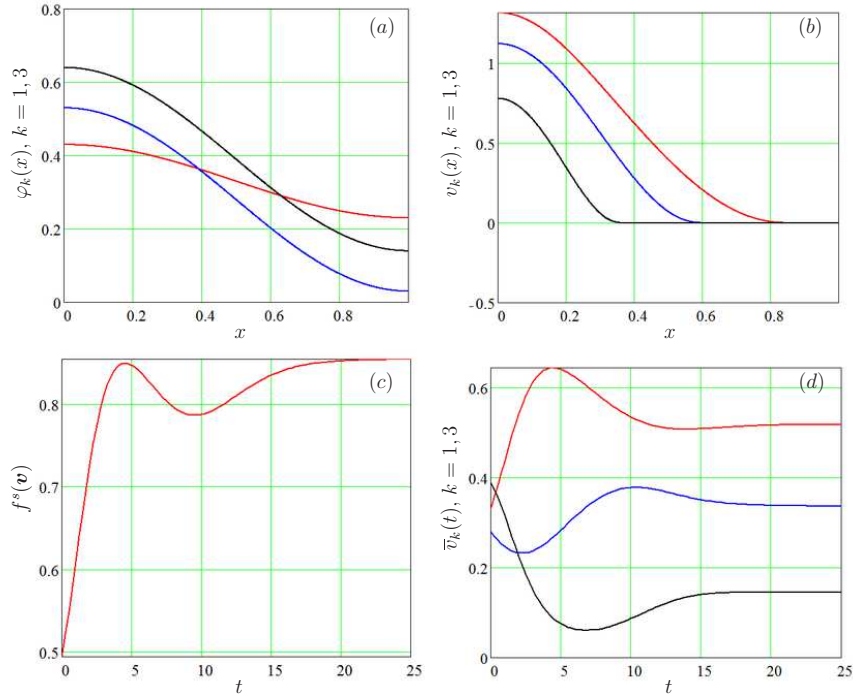


Рис. 3: Решения задачи (2.1) с матрицей взаимодействий (5.7). (a) Начальные условия. (b) Решения в момент времени $t = 25$. (c) Зависимость средней приспособленности от времени. (d) Зависимость от времени средних интегральных выражений $\bar{v}_k(t) = \int_{\Omega} v_k(x, t) dx$. См. также рис. 4, где показаны решения задачи (2.1) на плоскости (x, t)

и параметров

$$\mathbf{d} = \frac{1}{\pi^2}(1.1, 0.3, 0.1).$$

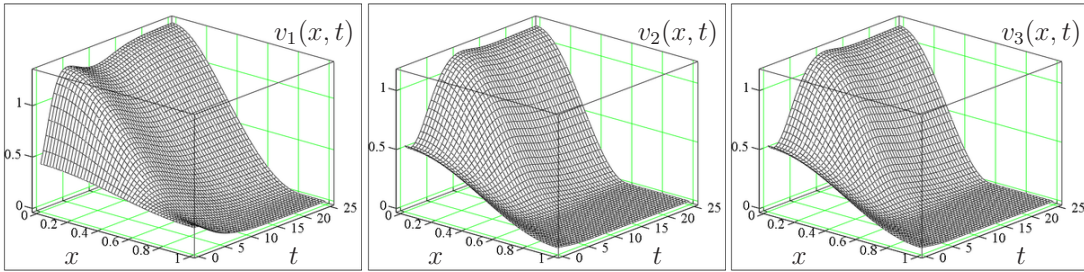


Рис. 4: Решения задачи (2.1) с матрицей взаимодействий (5.7)

Пример 5.2. В качестве второго примера рассмотрим систему, которая основана на *in vitro*

экспериментах с РНК молекулами [17]. Матрица взаимодействий имеет вид

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \alpha & 0 & 0 & \gamma \\ \alpha & 0 & 0 & 0 & \gamma & 0 \\ 0 & \alpha & 0 & \gamma & 0 & 0 \\ \gamma & 0 & 0 & \beta & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \gamma & 0 & \beta & 0 \\ 0 & \gamma & 0 & 0 & 0 & \beta \end{bmatrix}. \quad (5.8)$$

Если взять величины параметров

$$\alpha = 1.75, \quad \beta = 0.7, \quad \gamma = 2.0,$$

и

$$\mathbf{d} = (0.04, 0.05, 0.04, 0.05, 0.04, 0.05),$$

то, в отличие от локальной системы, в которой концентрации трех из шести макромолекул всегда стремятся к нулю, распределенная система является биологически стабильной, при этом как показывают численные эксперименты, решения не выходят на стационарное решения, а являются периодическими по времени (см. рис. 5).

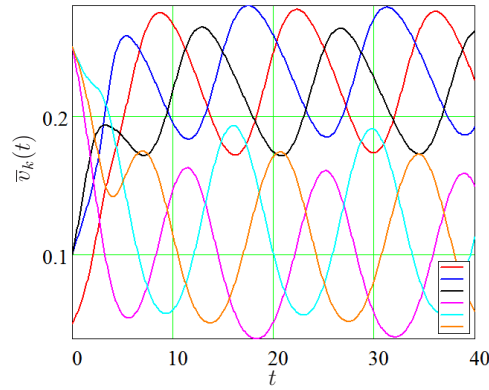


Рис. 5: Решения задачи (2.1) с матрицей взаимодействий (5.8). Показаны интегральные средние значения переменных в зависимости от времени

Подробнее этот пример рассматривается в [7].

Благодарности: Исследования поддержаны Российским Фондом Фундаментальных Исследований (РФФИ) грант № 10-01-00374 и совместным грантом РФФИ и Тайваньского Национального Фонда, грант № 12-01-92004ННС-а. АСН поддержан грантом Национального Научного Фонда США (NSF USA) № EPS-0814442.

Список литературы

- [1] А. С. Братусь, А. С. Новожилов, Платонов А. П. *Динамические системы и модели биологии*. Физматлит, 2010.

- [2] Ю. М. Свирежев, Логофет Д. О. *Устойчивость биологических сообществ*. Наука, 1978.
- [3] К. Ректорис. *Вариационные методы в математической физике и технике*. Мир, 1985.
- [4] A. S. Bratus and V. P. Posvyanskii. Stationary solutions in a closed distributed Eigen–Schuster evolution system. *Differential Equations*, 42(12):1762–1774, 2006.
- [5] A. S. Bratus, V. P. Posvyanskii, and A. S. Novozhilov. Existence and stability of stationary solutions to spatially extended autocatalytic and hypercyclic systems under global regulation and with nonlinear growth rates. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 11:1897–1917, 2010.
- [6] A. S. Bratus, V. P. Posvyanskii, and A. S. Novozhilov. A note on the replicator equation with explicit space and global regulation. *Mathematical Biosciences and Engineering*, 8(3):659–676, 2011.
- [7] A. S. Bratus, V. P. Posvyanskii, and Novozhilov A. S. Replicator equations and space. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 9(3):47–67, 2014.
- [8] U. Dieckmann, R. Law, and J. A. J. Metz. *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge University Press, 2000.
- [9] L. C. Evans. *Partial Differential Equations*. American Mathematical Society, 2nd edition, 2010.
- [10] H. I. Freedman and P. Waltman. Mathematical analysis of some three-species food-chain models. *Mathematical Biosciences*, 33(3):257–276, 1977.
- [11] K. P. Hadeler. Diffusion in Fisher’s population model. *Rocky Mountain Journal of Mathematics*, 11:39–45, 1981.
- [12] J. Hofbauer and K. Sigmund. *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press, 1998.
- [13] J. Hofbauer and K. Sigmund. Evolutionary game dynamics. *Bulletin of American Mathematical Society*, 40(4):479–519, 2003.
- [14] R. C. Lewontin. The meaning of stability. In *Brookhaven symposia in biology*, volume 22, pages 13–24, 1968.
- [15] A. S. Novozhilov, V. P. Posvyanskii, and A. S. Bratus. On the reaction–diffusion replicator systems: spatial patterns and asymptotic behaviour. *Russian Journal of Numerical Analysis and Mathematical Modelling*, 26(6):555–564, 2012.
- [16] P. Schuster, K. Sigmund, and R. Wolff. Dynamical systems under constant organization. iii. cooperative and competitive behavior of hypercycles. *Journal of Differential Equations*, 32(3):357–368, 1979.
- [17] N. Vaidya, M. L. Manapat, I. A. Chen, R. Xulvi-Brunet, E. J. Hayden, and N. Lehman. Spontaneous network formation among cooperative rna replicators. *Nature*, 491:72–77, 2012.

- [18] G. T. Vickers. Spatial patterns and ESS's. *Journal of Theoretical Biology*, 140(1):129–35, 1989.
- [19] E. D. Weinberger. Spatial stability analysis of Eigen's quasispecies model and the less than five membered hypercycle under global population regulation. *Bulletin of Mathematical Biology*, 53(4):623–638, 1991.